

Over Schelpvorming bij de Lamellibranchia,

door Doctor sc. A. DE WAELE,
Werkleider aan de Universiteit te Gent.

De schelp der Lamellibranchia is gevormd door twee kleppen verbonden door een ligament.

Iedere klep is uit drie lagen opgebouwd : een eerste uitwendige laag vormt het *periostracum*, van organischen aard, dat gansch de klep overdekt, en aan den rand ervan zonder onderbreking doorloopt tot in de marginale groeve van den mantel.

Op dit vlies staan, als omgekeerde kegels, smalle prismen loodrecht tegen elkaar aangedrukt : het is de *prismenlaag*, hoofdzakelijk gevormd door opeengestapelde sphaerokristallen van calciumcarbonaat, met organische tusschenschotten, waarvan de conchyolin nauw verbonden is met het periostracum.

Een derde, meest ontwikkelde laag, gebouwd uit parallele lamellen van met aragonietkorrels doordrongen conchyolin, vormt het *paarlemoer*.

Het ligament, dat de twee kleppen verbindt, is op zijne beurt uit twee lagen gevormd, een uitwendige bestaande uit zuivere chitine, en een inwendige doordrongen met koolzure kalk.

De schelpkleppen worden beschouwd als een afscheidingsprodukt van het mantel epithelium : het periostracum wordt afgescheiden in de marginale groef, door de cellen van de binnenste lob; hierop wordt de prismenlaag neergelegd door de randcellen van de buitenste lob; en deze worden op hunne beurt, naarmate het dier groeit, overdekt door het paarlemoer, afgescheiden door de epitheelcellen van gansch de uitwendige mantelwand.

Wanneer men nu te dien opzichte, bepaalde soorten als de Zoetwatermossel *Anodonta cygnea*, van naderbij onderzoekt, blijkt weldra dat de sekretietheorie op onvaste gronden berust, en dat ze bovendien niet bij machte is om de vorming van de schelp op voldoende wijze uit te leggen.

Eerst en vooral dient te worden aangemerkt dat de uitwendige mantelopervlakte bedekt is met een gewoon cylindrisch epithelium, en niet door slijmcellen, wat nochtans de eerste vereischte is voor een afscheidingsproces; bovendien bestaat er geen essentieel verschil tusschen de uitwendige zoogenaamde prismenvormende cellen, en de inwendige epitheelcellen van de buitenste marginale mantellob. Meer nog, in bepaalde gevallen, ontstaan prismen waar volgens de sekretietheorie paarlemoer, en paarlemoer waar chitine moest geprecipiteerd worden : men hoeft slechts midden in de schaal een kleine opening te maken, om na een paar maanden vast te stellen dat de herstelling is geschied door de vorming eerst van een prismenlaag, en naderhand van paarlemoer.

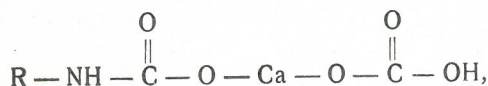
Van doorslaanden aard is echter de aanwezigheid tusschen schelp en mantel, niet van slijm, maar van een vloeistof, waarvan het soortelijk gewicht ongeveer 1,0020 bedraagt, en waarin amoebocyten rondrijven. Door een chemische ontleding was het mogelijk vast te stellen dat in die extrapalleale vloeistof dezelfde elementen voorhanden zijn als in het bloed. Vanwaar dit bloed vandaan komt, kan uitgemaakt worden door een onderzoek van microscopische doorsneden uit den mantellap : het epithelium aan de buitenzijde van den mantel is gevormd door smalle doorgaans biconcave cellen, waarvan de intercellulaire ruimten evenvele verbindingen vormen tusschen het bloedstelsel en de extrapalleale holte. Dat het bloed langs deze wegen in de ruimte tusschen schelp en mantel kan doorzijpelen is derhalve begrijpelijk, en dat omgekeerd nu, het bloed uit deze holte, in betrekkelijk korten tijd, in de weefseis kan overgaan, is aan te toonen door een inspuiting in de extrapalleale holte van een isotonische oplossing van methyleenblauw : na een paar uren is de kleurstof verzameld en teruggehouden in het orgaan van Keber, wat ontegensprekelijk bewijst, dat het uitwendige bloed door de ruimten van het epithelium, langs de lacunen van het bindweefsel en de manteladers, den weg naar het centrale bloedstelsel heeft gevolgd. Zij terloops gezegd dat de wisselwerking tusschen inwendig en uitwendig stelsel afhankelijk is van de bewegingen van den voet.

Dat het bloed een belangrijke rol moest spelen in de schelpvorming was een veronderstelling, die rechtstreeks volgde uit de waarneming van het contact ervan met de schelp; wat echter deze veronderstelling nagenoeg tot zekerheid deed overgaan, was de onderlinge vergelijking der samenstelling van schelp en bloedplasma; hier volgen de elementen bevat in een liter plasma en in 100 gr. schelp :

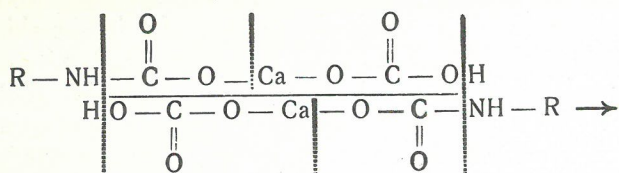
	Bloedplasma.	Schelp.
Organische stof :		3.57 gr.
CaO	0.326 gr.	48.76
MgO	0.037	0.08
MnO ₂	0.0022	0.12
Fe ₂ O ₃	Sporen	Sporen
P ₂ O ₅	0.006	0.04
CO ₂	0.660	46.69
K ₂ O	0.030	Geen
Na ₂ O	0.026	Geen
Na	0.230	Geen
Cl	0.355	Geen
SO ₃	0.088	Geen
Cholesterin :	0.0036	0.0105

Uit het onderzoek van deze cijfers, blijkt dat de schelp hoofdzakelijk bestaat uit koolzure kalk vermengd met organische stof en een weinig magnesium-, mangaan- en ijzercarbonaat of fosphaat; men vindt er dus in terug al de elementen uit het bloed, waarvan de ontbinding van het bicarbonaat aan-

leiding geeft tot een niet oplosbaar carbonaat. De aanwezigheid nu van organische stof, van conchyolin namelijk, vindt haar oorsprong eveneens in het bloed : immers wanneer plasma van Anodonta in het luchtledige wordt gekookt, op 24° temperatuur, ontstaat er een wit neerslag, die onder het microscoop kleine lamellen met korrels en sphaerokristallen vertoont, en waarvan de chemische samenstelling 58 % proteïnstoffen en 42 % calciumcarbonaat aanduidt. Het gezamenlijk ontstaan van deze stoffen, op een temperatuur ver beneden het stolpunt der eiwitten, door eenvoudige ontsnapping van kooldioxyde, wijst op de aanwezigheid in het bloed van een verbinding, een calciumdicarbonaat-proteïne, die schematisch als volgt kan worden voorgesteld



en waarvan de ontbinding op de volgende wijze geschiedt :



$R - NH_2$ en $CaCO_3$ zijn de hoofdbestanddeelen van de schelp.

De neerslag van deze stoffen in een colloïdaal milieu, adsorbeert sporen van cholesterin en ook van al aanwezige opgeloste zouten; deze worden echter meteen door het kooldioxyde omgezet tot carbonaten, zoodat zware metalen en magnesium eveneens neerslaan, terwijl de alkalïen terug in het bloed diffundeeren. De ingewikkelde chemische samenstelling van de schelp, onbegrijpelijk door een afscheidingstheorie, wordt aldus een gewoon en natuurlijk iets.

Tot nog toe werd uitgemaakt dat de schelp uit het extrapalleale bloed kan ontstaan. Dat het werkelijk zoo geschiedt, werd aan de hand van physiologische proeven bewezen : scheuren om het even op welke plaats van de schelp worden hersteld door de vorming eerst van een vliesje gelijkend aan het periostracum, waarop calcosphærietten uitgroeien tot prismen; naderhand, wanneer de opening dichtgesloten is, worden deze bezet met paarlemoer onder vorm van een neerslag van lamellen met aragonietkorrels; de aard van de schelpstof is dus niet afhankelijk van bepaalde cellen, waarvan de ligging in het mantelepitheelium zou gelocaliseerd zijn. Meer nog, men kan bewijzen dat dit epitheelium absoluut geen rol speelt in de schelpvorming; door het inschakelen van een celluloiden plaatje tusschen den mantel en de gekwetste schelpklep, wordt de mogelijke tusschenkomst van de er tegenoverstaande cellen vol-

ledig uitgeschakeld : naar gelang nu de kwetsuur opengelaten wordt of dicht-gesloten, zal ze herstellen of door een prisma-laag of door paarlemoer.

De schelpstof wordt dus niet afgescheiden door het mantelepitheel, maar slaat werkelijk neer uit de calciumdicarbonaat-proteïne van het extrapalleale bloed; de vorm welke de neerslag aanneemt, prismen of paarlemoer, is afhankelijk van de verdunning die het bloed ondergaat door het al dan niet indringen van water uit de omgeving. En dit is begrijpelijk; het bloed is immers een colloïdale oplossing, waarin de kristallisatie der electrolyten des te meer wordt belemmerd, dat ze rijker is aan colloïde.

Aan de hand van deze biochemische theorie, hoe moet men zich de schelpvorming voorstellen? Alvorens tot de beschrijving hiervan over te gaan, is het noodig een klare definitie te geven van wat men het periostracum noemt : men kan als dusdanig aanzien de buitenste laag van de schelpkleppen; in dit geval, — wat ik trouwens tot nog toe zelf heb gedaan, — ontstaat het periostracum op om het even welke plek van de schelp, zoowel aan den rand waar het bijdraagt tot de groei, als midden in de kleppen, waar een kwetsuur wordt gesloten door een vlies van conchyolin met calcosphaerieten, dat in aanraking met het omliggende water de bruine of groene kleur aanneemt van de uitwendige wand der schelp. Beter is echter de definitie te steunen op physiologische gronden, en als periostracum te aanzien het vlies dat in normale omstandigheden gevormd wordt in de groef van den mantelzoom en waarop de overige elementen van de schelpkleppen worden afgezet.

In die voorwaarden, wordt de schelp bij het zeer jonge dier, eerst gevormd, door een periostracum, aan beide zijden afgescheiden in de marginale mantelgroef, en dat zich vastlegt op het uitwendig chitineuse gedeelte van het ligament, afgescheiden door de sutura pallealis; op deze dunne buitenste laag wordt dan de dikkere binnenste gebouwd; de verdunning van het extrapalleale bloed door inzijpeling van water, geeft, bij de ontbinding der calciumdicarbonaat-proteïne, aanleiding tot het ontstaan van calcosphaerieten die uitgroeien tot een eenvormige prisma-laag. In 't vervolg nu kunnen osmoseverschijnselen zich enkel nog voordoen door het periostracumvliesje tusschen de rand van de schelp en den mantelzoom; ook zullen, in normale omstandigheden, slechts op die plaats nog prismen ontstaan, waardoor dan ook de oppervlakte van de schelp zal vermeerderen. Hooger op nu tot aan de mantellijn, in de onderste extrapalleale holte, is de verdunning van het bloed heel gering, door dat de mantelslip tegen de schaal is aangedrukt : ook ontstaat daar een neerslag van conchyolin met koolzure kalk onder vorm van korrels waarin geen kristalvorm is te ontwaren, en waarvan de achtereenvolgende neerlegging het ontstaan geeft aan paarlemoer. Boven de mantellijn ligt de andere extrapalleale holte, die volledig van de omgeving is afgesloten : hierin ontstaat ook conchyolin met eenigzins kleinere korrels die eveneens paarlemoer vormen, en de schelp in dikte doen toenemen. Het ligament op zijn beurt wordt verstevigd, door de bijvoeging van een inwendige laag, waar, tusschen de afgescheiden chitine, conchyolin en koolzure kalk uit het bloed wordt afgezet.

De afzetting der schelpstof geschiedt zooals vroeger werd gezegd met vrijstelling van kooldioxyde, dat een uitweg vindt naar buiten door de schelp zelve; dit verschijnsel wordt mogelijk door de aanwezigheid van cholesterin, die in de schelp een bepaald watergehalte weerhoudt, waarin het vrijkomende gas oplost.

In hoeverre deze biochemische theorie van de schelpvorming op al de Lamellibranchia mag veralgemeend worden, kan ik tot nog toe niet zeggen; verdere onderzoekingen van andere soorten zijn aan den gang en zullen hierop het antwoord geven.

BIBLIOGRAPHIE.

DE WAELE, A. — Cholesterin in het bloed der Zoetwatermossel « *Anodonta cygnea* ». (Natuurwetenschappelijk Tijdschrift, 1929, N° 5).

Id. — Le sang d'*Anodonta cygnea* et la formation de la coquille. (Mémoires in-4° de l'Acad. roy. de Belg., Classe des Sciences, t. X, 1930).

Id. — Les accroissements périodiques de la coquille d'*Anodonta cygnea*. (Comptes rendus du Congr. Nat. des Sciences, 1930).

Id. — Over de aanwezigheid en de beteekenis van Cholesterin in de schelpen van Weekdieren. (Natuurwetenschappelijk Tijdschrift, 1931, N° 2).

Id. — Over verbindingswegen tusschen extrapalleale vloeistof en bloedstelsel bij *Anodonta*. (Natuurwetenschappelijk Tijdschrift, 1931, N° 3-5).

*Laboratorium voor Dierkunde,
Rijks-Universiteit te Gent.*